

Note

<https://doi.org/10.11626/KJEB.2023.41.3.298>

Korean J. Environ. Biol.

41(3) : 298-307 (2023)

ISSN 1226-9999 (print)

ISSN 2287-7851 (online)

서해안에 서식하는 썩(*Upogebia major*, de Hann 1841)과 가시이마썩(*Austinogebina wuhsienweni*, Yu 1931) 암컷의 생식 주기

안현미, 강현실¹, 송재희², 조재권³, 황운기, 정희도*

국립수산과학원 기후환경연구부 갯벌연구센터, ¹국립수산과학원 아열대수산연구소, ²국립수산과학원 남동해수산연구소,

³국립수산과학원 남해수산연구소

Annual gametogenic cycles of female mud shrimp *Upogebia major* (de Haan, 1841) and *Austinogebina wuhsienweni* (Yu, 1931) on the west coast of Korea

Hyun-Mi Ahn, Hyun-Sil Kang¹, Jae-Hee Song², Jae-Kwon Cho³, Un-Ki Hwang and Hee-Do Jeung*

Tidal Flat Research Center, National Institute of Fisheries Science (NIFS), Gunsan 54001, Republic of Korea

¹Subtropical Fisheries Research Institute, NIFS, Jeju 63068, Republic of Korea

²Southeast Sea Fisheries Research Institute, NIFS, Tongyeong 53085, Republic of Korea

³South Sea Fisheries Research Institute, NIFS, Yeosu 59780, Republic of Korea

Contribution to Environmental Biology

- This study could help understand the ecology of mud shrimp associated with the reproductive biology and sea water environment including water temperature.
- The findings of this study could be useful information for controlling mud shrimp in bivalve aquaculture industry.

*Corresponding author

Hee-Do Jeung

Tel. 063-472-8604

E-mail. hdjeung83@korea.kr

Received: 12 July 2023

Revised: 13 September 2023

Revision accepted: 18 September 2023

Abstract: The annual reproductive cycle of two species, *Upogebia major* (de Haan 1841) and *Austinogebina wuhsienweni* (Yu 1931), of the female mud shrimp from the west coast of Korea was investigated using histology. The collected samples were divided into adult and juvenile groups to understand the mature period of age class based on the carapace length (CL). Juvenile *Upogebia* (CL < 25 mm) were mostly inactive gonad with early (62%–100%) and late (10%–38%) development stages during the year, whereas the adult shrimp showed a seasonal pattern of gonad maturation (CL ≥ 25 mm). The early and late developmental stages of oocytes were observed in adult *Upogebia* from November to March and mature eggs appeared from April to October. In adult *Austinogebina* (CL ≥ 15 mm), fully grown oocytes were consistently observed during the study period, in which the ripe stage was found between January and June. On the other hand, most juvenile *Austinogebina* (CL < 15 mm) maintained an immature state in the gonad. Both species of the mud shrimp reproduced from ovigerous females in the adult population and their egg-bearing period was distinguished from January to April for *U. major* and from July to September for *A. wuhsienweni*.

Keywords: reproductive cycle, mud shrimp, *U. major*, *A. wuhsienweni*, histology

1. 서 론

썩류는 십각목(Order Decapoda) 썩과(Family Upogebiidae)에 속하는 갑각류로 갯벌에 Y-자 형태의 구멍을 파고 생활하며, 굴 속으로 해수를 유입시켜 유기물을 섭식하는 부유물 식자(suspension feeder)로 알려져 있다(Hornig *et al.* 1989; Kinoshita *et al.* 2008). 썩과(Family Upogebiidae)는 전 세계적으로 170여 종이 서식하고 있으며, 우리나라에는 썩 *Upogebia major* (Kim 1973), 밤썩 *U. issaefi* (Hong and Lee 2014), 요코야썩 *U. yokoyai* (Hong 2014) 및 가시이마썩 *Austinogebia wuhsienweni* (Lee *et al.* 2014)이 서, 남해안에 분포하고 있는 것으로 보고되었다. 썩류가 생존을 위해 만들어내는 서식굴(burrow)은 해수 중의 산소와 유기물의 공급과 더불어 퇴적물의 혼합을 유도하는 생물교란(bioturbation) 기능과 다른 생물종에게는 새로운 서식처를 제공하는 생태공학자 역할을 한다(Rowden and Jones 1993; Kinoshita *et al.* 2008; Hong 2013). 그러나, 미국과 우리나라의 일부 지역에서는 갯벌 환경 변화로 인한 썩류의 개체수 대량 증가로 인해 바지락, 굴과 같은 갯벌 패류 양식의 생산성을 저해하는 원인으로 주목받고 있다(Dumbauld *et al.* 2006; DeFrancesco and Murray 2010; Hong 2013; Song *et al.* 2019).

2012년 국립수산물과학원의 연구 보고에 따르면, 썩은 우리나라 서해안 전역(인천~전북)의 바지락 양식장 및 주변 조간대에 서식하며, 특히 충남 지역의 갯벌에 썩 서식물과 개체수가 높게 출현한다고 보고하였다(NFRDI 2012). 충남 보령의 주요 갯벌은 양식용 바지락 종패를 공급하는 자연 치패 발생장으로 알려졌으나, 2010년 이후 조간대 내 썩 서식지가 급속히 확산되어 바지락 생산에 어려움을 겪게 되었다. 2012년 국립수산물과학원이 이 지역에 대한 서식실태를 조사한 결과, 썩이 126~561개 m^{-2} 밀도로 출현하는 조간대 상부에는 바지락이 서식하지 않은 반면, 바지락이 서식하는 조간대 중부와 하부 사이에는 썩이 5~55개 m^{-2} 범위로 출현함을 보고하여 바지락과 썩 사이의 서식지 공간 경쟁이 매우 큼을 확인하였다(NFRDI 2012; Song 2017). 또한, 썩 서식에 따른 바지락 양식 피해 현황은 2011년 기준 서해안 12,319 ha의 바지락 양식장 중 5,126 ha (41.6%)에 썩이 서식하여, 바지락 생산 감소액은 135억 원으로 추산되었다(NFRDI 2012; Song 2017). 썩의 이상 증식을 해결하기 위한 방안으로 트랙터를 이용한 갯벌 경

운(Hong 2013; NFRDI 2013, 2014) 또는 바지락 양식장 내 인공 구조물(상자, 인조잔디, 그물 등)을 설치하여 새로운 어린 썩의 가입을 저해시키는 연구들을 수행하고 있으나(Lee *et al.* 2019; NIFS 2021), 산란에 참여하는 성체 썩의 제거에는 그 효과가 미비한 것으로 여겨지고 있다. 따라서, 효과적인 경쟁생물 제어 방안 마련을 위해서는 썩이 대량으로 서식하는 지역 내 분포현황, 번식 주기(연령, 주산란기, 포란양), 성장 및 서식환경 등에 대한 기초 생활사의 구멍이 필요하다.

썩류의 번식은 일부 종을 제외하고 자웅이체로 성숙하며, 암컷 개체의 복부에서 보육된 수정란에서 부유 유생이 수중으로 부화되어 변태과정을 거쳐 성체로 성장한다. 그러나, 이들의 번식 특성은 종(species)과 서식지역에 따라 시기 및 과정이 다양함이 보고되고 있다(Hong 2013; Kinoshita 2022). 우리나라에 서식하는 썩류의 번식 특성을 살펴보면, 충남 태안 의항리 갯벌에 서식하는 암컷 썩의 외포란 출현 시기와 포란수(Yu 2011), 썩과 가시이마썩의 두흉갑장(carapace length, CL) 크기별 서식 깊이와 어린 개체의 초기 성장(Song *et al.* 2019)에 국한되어 있어, 썩의 이상 증식 현상과 같은 생물학적 특성변화를 설명하기 어려운 실정이다. 따라서, 이 연구는 서해안에 서식하는 썩과 가시이마썩의 번식학적 특성 구멍을 위해 조직학적 방법을 이용하여 생식소 발달단계를 관찰하고, 이들 종의 성숙 연령, 성숙 주기 및 산란기를 조사하여 향후 썩 구제 및 갯벌 패류 생산성 향상을 위한 기초자료로 활용하고자 수행하였다.

2. 재료 및 방법

번식 주기 조사에 사용된 썩(*U. major*)은 충청남도 보령시 주교면, 가시이마썩(*A. wuhsienweni*)은 충청남도 홍성군 상황리 해역의 모래 조간대에서 채집하였다(Fig. 1). 시료의 채집은 제작된 채집용 코어(직경 150 mm, 길이 1 m) 또는 삽을 이용하여 2015년 1월부터 12월까지 매월 실시하였다. 채집된 시료는 실험실로 옮겨와 암, 수를 구분하고, 선별된 암컷 개체의 두흉갑장(CL)을 측정하였다. 분석에 사용된 실험생물은 썩 180개체, 가시이마썩 267개체를 사용하였다(Table 1). 채집지역의 연중 수온 변화는 해양조사원의 보령관측소의 자료를 이용하여 Fig. 2에 나타냈



Fig. 1. The map shows the sampling areas of mud shrimp on the west coast of Korea. *Upogebia major* and *Austinogebia wuhsienweni* were collected from Boryeong and Hongseong, respectively.

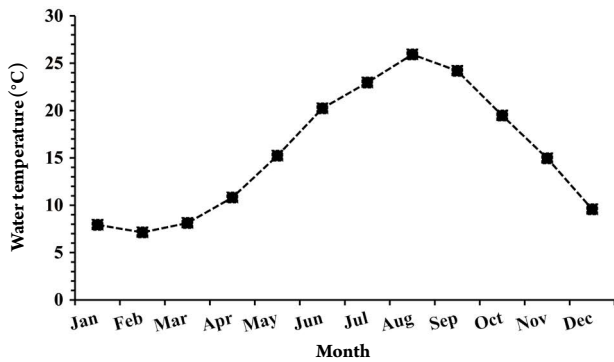


Fig. 2. Monthly variation in the average sea surface temperature near the sampling sites in 2015.

다(KHOA 2015).

계측이 완료된 시료는 Davidson's 고정액에 48시간 고정시키고 에탄올을 이용하여 탈수하였다. 탈수된 시료의 두흉부 끝과 첫번째 복절 사이에 1 cm 두께로 조직 단편을 절취한 후, 각각과 근육 조직을 분리하였다(Fig. 3). 분리된 조직 근육은 파라핀으로 포매하고, 마이크로톰(DE/

RM2235; Leica, Germany)을 이용하여 6 μm 두께로 박절하였다. 박절된 시료는 Harris' Hematoxylin과 Eosin Y로 비교 염색하여, 생식소 발달단계를 광학현미경(Axioscope5; Carl Zeiss, Germany)으로 관찰하였다. 쪽과 가시이마쪽의 생식소 발달단계는 두흉갑의 크기를 반영하여 쪽은 25 mm (Kinoshita *et al.* 2003), 가시이마쪽은 15 mm (Song *et al.* 2019)를 기준으로 어린 개체(juvenile)와 성체(adult)로 구분하여 관찰하였다. 생식소 발달단계는 Perdichizzi *et al.* (2012)의 방법을 일부 변형하여 초기발달기(early development stage), 후기발달기(late development stage)와 완숙기(ripe stage)의 총 3단계로 구분하였다(Fig. 4).

3. 결과 및 고찰

연구기간 동안 조사해역의 표층 수온은 2월에 7.1°C의 최저 수온을 나타냈으며, 이후 점차적으로 상승하여 8월에 최고 수온 25.9°C를 기록했다(Fig. 2). 쪽 암컷 개체가 성숙하여 복부에 외포란을 갖는 시기는 1월부터 5월까지 관찰

Table 1. Sampling the number of two female mud shrimps, *Upogebia major* and *Austinogebia wuhsienweni*, which were used in this study.

Month	<i>Upogebia major</i>				<i>Austinogebia wuhsienweni</i>			
	<i>n</i>	< 25 mm of CL	> 25 mm of CL	Ovigerous eggs	<i>n</i>	< 15 mm of CL	> 15 mm of CL	Ovigerous eggs
Jan.	20	7	13	○	24	19	5	×
Feb.	19	9	10	○	28	15	13	×
Mar.	14	4	10	○	23	17	6	×
Apr.	18	12	6	○	23	22	1	×
May	18	11	7	○	19	19	0	×
Jun.	13	8	5	×	21	20	1	×
Jul.	4	0	4	×	19	19	0	○
Aug.	19	4	15	×	22	18	4	○
Sep.	9	0	9	×	23	15	8	○
Oct.	10	2	8	×	27	17	10	×
Nov.	17	11	6	×	18	14	4	×
Dec.	19	10	9	×	20	10	10	×

CL, Carapace length.

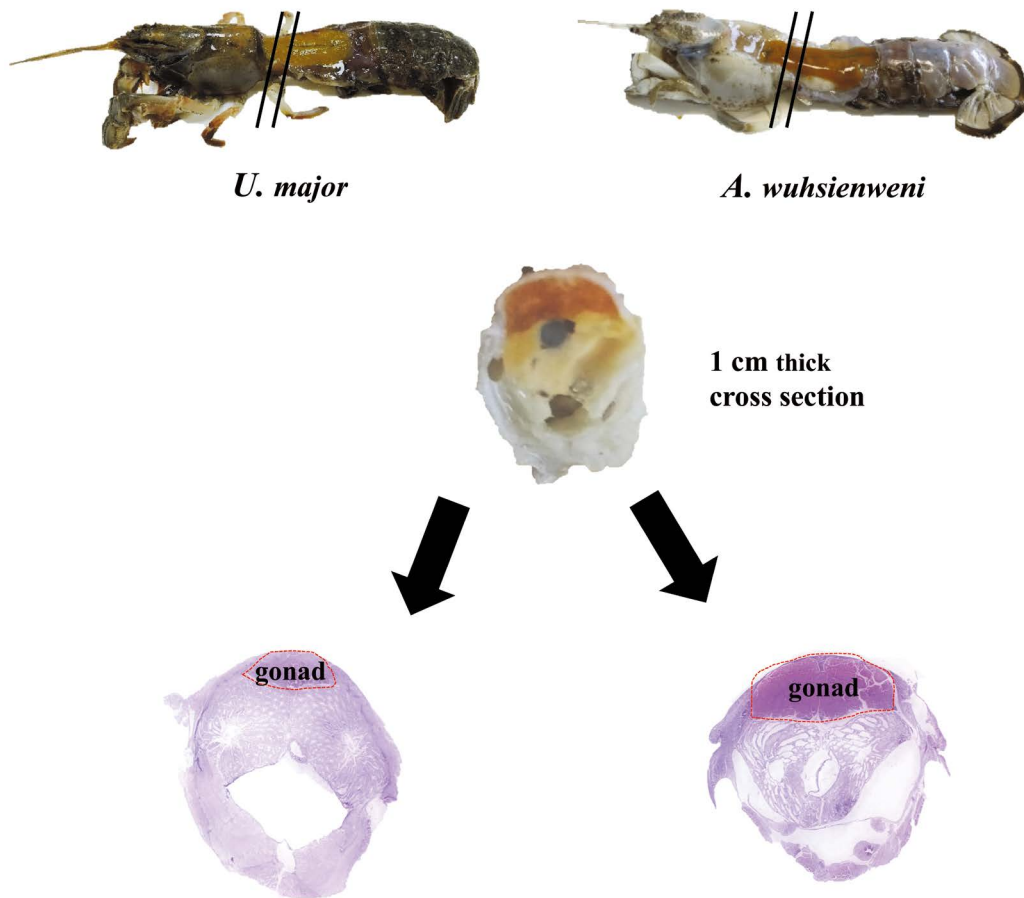


Fig. 3. Schematic diagram showing the process of preparing mud shrimp histological samples.

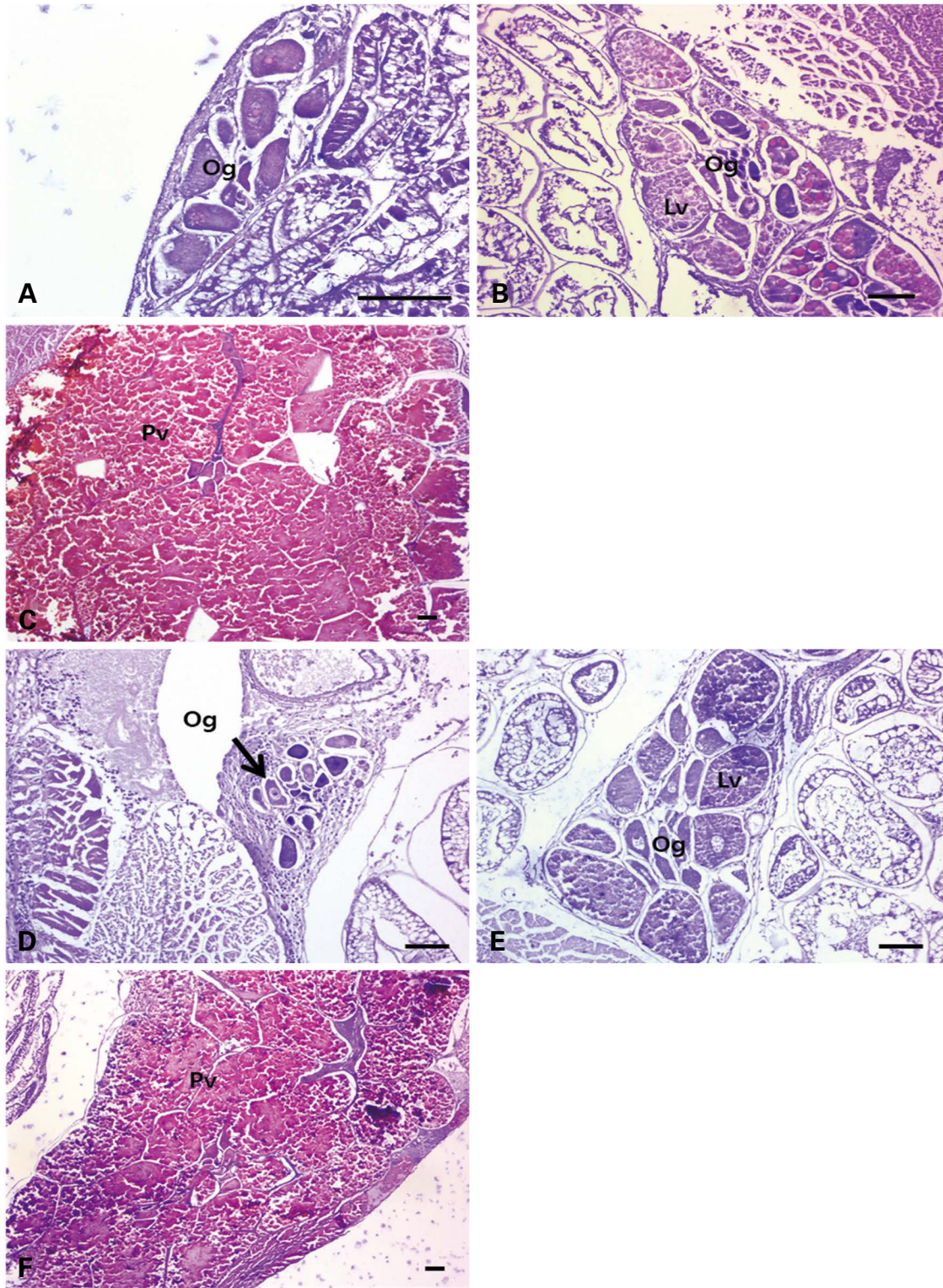


Fig. 4. Photomicrographs of the female gonad developmental stages in *Upogebia major*(A-C) and *Austinogebia wuhsienweni*(D, E). (A and D) Early developmental stage, (B and E) Late developing stage, (C and F) Ripe stage, Lv, Late vitellogenic oocyte; Og, Oogonia; Pv, Post vitellogenic oocytes; Scale bars: 200 μ m.

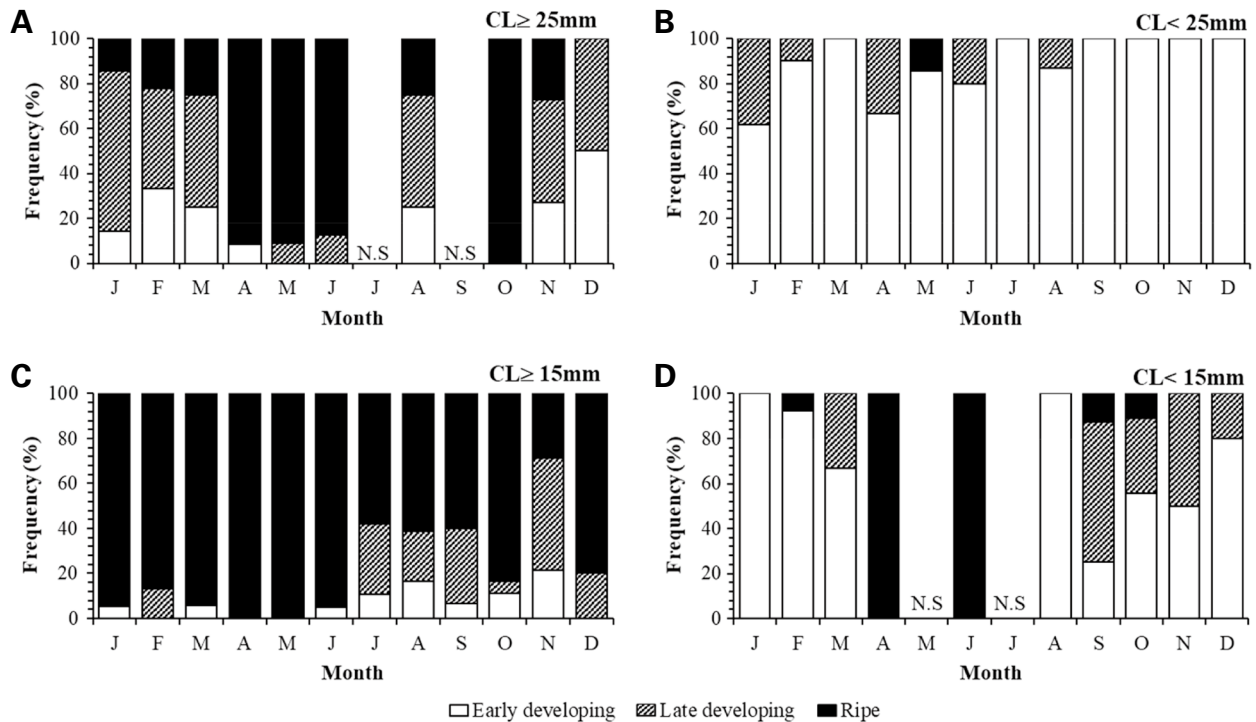


Fig. 5. Monthly changes in the gonad developmental stage of female *Upogebia major* and *Austinogebia wuhsienweni* by carapace length. (A) The developmental stages of adult *U. major*, (B) The developmental stages of juvenile *U. major*, (C) The developmental stages of adult *A. wuhsienweni*, (D) The developmental stages of juvenile *A. wuhsienweni*; N.S., no sample; CL, carapace length.

되었으며, 평균 수온은 7.1~15.2°C 범위를 나타냈다. 이와 달리, 가시이마쪽은 7월부터 9월까지 암컷 개체가 복부에 외포란을 갖고 있으며, 평균 수온은 23.0~24.2°C 범위를 나타냈다. 이는 두 종의 쪽류가 성 성숙하여 산란 또는 서식처에 새로운 개체군의 가입 시기가 수온의 영향을 다르게 받고 있음을 시사한다.

쪽과 가시이마쪽 암컷 개체의 생식소는 두 종 모두 두흉갑 끝에서 등쪽의 복절부를 따라 좌, 우 한 쌍이 길게 신장되어 있으며 (Fig. 3), 생식소 아래에는 소화관 (digestive gland)이 위치하고 있다. 생식소 내 생식세포가 발달함에 따라, 쪽과 가시이마쪽 생식소의 색은 옅은 노란색에서 오렌지색으로 생식소의 크기와 색의 변화가 관찰되었다. 쪽과 가시이마쪽의 생식소 형태와 위치는 십각목 (Decapoda)의 가재아재비하목류 (Axiidea) 생식소 형태와 유사하게 한 쌍의 생식소가 두흉갑에서 복절을 따라 길게 신장된 형태를 갖고 있다 (Kang *et al.* 2008; Souza *et al.* 2018).

보령 해역에 서식하는 쪽 생식소의 조직학적 관찰 결과, 두흉갑장 (CL)의 크기에 따라 성체와 어린 개체의 생식소

발달단계 및 시기가 구별되었다 (Fig. 5). 두흉갑장 25 mm 이상의 성체의 생식소 발달은 11월부터 이듬해 3월까지 초기발달기와 후기발달기가 72.7~85% 관찰되었다 (Fig. 5A). 이후, 4월부터 6월, 10월에 채집된 쪽의 87.5~100% 개체가 생식세포 내 성숙된 알을 갖고 있는 완숙기로 관찰되었다. 7월과 9월에 채집된 시료 중 성체의 암컷 쪽이 채집되지 않아 생식소 발달단계는 관찰할 수 없었으나, 이 시기의 쪽 암컷 개체는 대부분이 성숙된 알을 갖는 완숙기로 추정된다. Kinoshita (2002, 2022)와 Song *et al.* (2019)에 따르면, 성체 쪽의 서식 깊이는 표층에서 1~2 m 범위의 굴 속에 서식하는 것으로 보고하고 있다. 특히, 표층 수온이 25°C 이상으로 상승하는 여름철에는 더위를 피해 성체 쪽이 깊은 굴속으로 이동하여 (Hong 2013; Song *et al.* 2019), 여름철 시료 채집의 어려움을 설명하였다. 따라서, 여름철 암컷 개체의 깊은 굴속 이동으로 7월과 9월 시료 채집 시에 성체 개체가 채집되지 않은 것으로 사료된다. 두흉갑장 25 mm 이하의 어린 쪽 생식소 발달단계는 5월에 채집된 일부 개체에서 완숙기 (14.3%)가 관찰되었지만 (Fig. 5B), 대부분의 기간에서 초기발달기 (61.5~100%)를 나타냈다. 성체 쪽

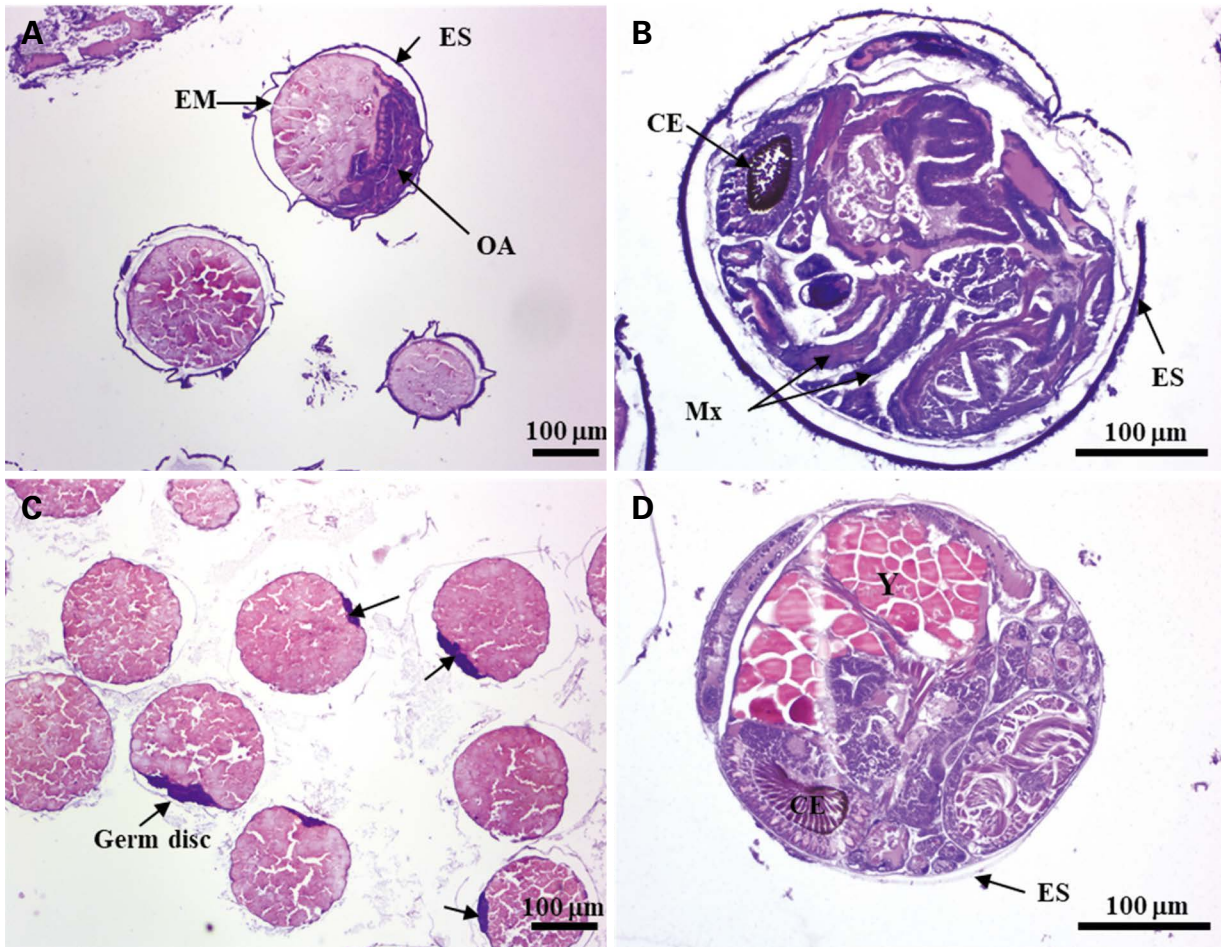


Fig. 6. Photomicrographs of eggs of *Upogebia major* and *Austino gebia wuhsienweni* during the embryonic development. (A) The early developmental stage of *U. major* embryo, (B) The final developmental stage of *U. major* embryo, (C) The early developmental stage of *A. wuhsienweni* embryo, (D) The late developmental stage of *A. wuhsienweni* embryo; CE, compound eyes; EM, egg membrane; ES, egg shell; OA, organ anlagen; Mx, maxillipeds; Y, yolk grains.

의 경우, 1월부터 4월까지 외포란을 보육하는 최소 두홍갑장이 26.57 mm였으며, 두홍갑장 25 mm 이하의 어린 쪽은 생식세포의 성 성숙이 지속되지 않았던 것으로 미루어 보았을 때 번식에 참여하지 않는 것으로 사료된다.

복부에 외포란을 보육하는 성체 쪽은 현장 조사 시, 1월부터 5월까지 관찰되어 성체 쪽의 산란을 위한 번식 활동(교미)은 겨울철(11~12월)에 참여하는 것으로 추정된다. 복절부의 외포란 시료를 일부 채집, 고정하여 관찰한 결과, 수정란의 세포분열이 활발히 일어나 기관이 형성되기 전 단계인 전기 노플리우스(pre-nauplius) 단계(Fig. 6A)와 세포의 분화가 진행되어 기관(눈, 두홍갑, 복부, 턱다리)이 형성된 후기 노플리우스(post-nauplius) 단계가 관찰되

었다(Fig. 6B).

홍성 해역에 서식하는 가시이마쪽의 생식소 발달단계는 쪽과 같이 두홍갑장의 크기에 따라 성체와 어린 개체의 발달단계와 시기가 구별되었다(Fig. 5). 두홍갑장 15 mm 이상의 성체 가시이마쪽의 생식소는 11월을 제외한 대부분의 시기에 생식세포에 성숙된 난을 갖는 완숙기가 57.9~100% 관찰되었다(Fig. 5C). 시료 채집 시, 복부에 외포란을 보육하는 어미 가시이마쪽은 여름철인 7월부터 9월까지 관찰되었고, 이 시기의 성체 가시이마쪽의 생식소는 초기 또는 후기발달기의 개체가 38.8~42.0%, 완숙기가 57.9~61% 범위로 확인되었다. 외포란을 보육하는 시기의 성체 가시이마쪽 생식소는 휴지기(indifferent stage) 없이

다음 세대 생산을 위한 생식세포 성숙에 지속적으로 참여하며, 쪽과 달리 가시이마쪽은 봄철(4~6월)에 번식활동을 통해 수정된 난을 보육하는 여름철(7~9월)이 주 산란기로 확인되었다. 쪽과 같이, 가시이마쪽의 외포란은 전기 노플리우스(pre-nauplius) 단계와(Fig. 6C), 후기 노플리우스(post-nauplius) 단계가 관찰되었다(Fig. 6D). 이와 달리, 두홍갑장 15 mm 이하의 어린 가시이마쪽의 생식소 발달 단계는 완숙기가 관찰된 4월과 6월을 제외하고, 대부분이 초기와 후기발달기가 87.5~100%를 나타냈다(Fig. 5D). 또한, 7월과 9월의 시료 채집 과정에서 외포란을 보육하는 가시이마쪽의 최소 두홍갑장이 18.8 mm로, 두홍갑장 15 mm 이하 어린 가시이마쪽은 번식에 참여하지 않는 것으로 생각된다. 그러나, 4월과 6월에 높은 비율의 완숙기가 관찰된 어린 가시이마쪽의 생식소 발달단계는 소량으로 채집된 시료수(1개체)에 의한 결과로 이 시기에 대한 추가적인 조사가 필요한 것으로 사료된다.

쪽류의 성 성숙 및 산란 주기는 두홍갑장 크기 또는 연령(age)에 밀접한 관계가 있는 것으로 보고되고 있다(Hong 2013; Kinoshita 2022). Kinoshita *et al.* (2003)은 일본 도쿄만의 Shinhama Lagoon에 서식하는 쪽의 산란시기를 조사한 결과, 두홍갑장 25.0~34.4 mm를 갖는 암컷 개체에서 외포란이 12월부터 5월까지 관찰되며, 어린 개체가 성숙하여 산란에 참여하는 데 31개월(2년생 이상)이 필요하다고 보고하였다. 또한, 러시아의 Vostok Bay에 서식하는 쪽은 봄철(4~5월)에 외포란을 갖는 암컷 개체가 관찰되며, 번식에 참여하는 최소 연령은 2년이라고 보고하였다(Selin 2017). 이와 달리, 그리스의 에게해에 서식하는 쪽(*U. pusilla*)은 두홍갑장이 최소 11.5 mm (평균 14.7~16.6 mm)를 갖는 1년생 암컷이 알을 보육하여 산란에 참여할 수 있다고 보고하였다(Kevrekidis *et al.* 1997). 유사하게, 남아프리카의 외해에 근접한 하구 갯벌에 서식하는 쪽(*U. africana*)은 두홍갑장 12~17 mm를 갖는 1.5년생 암컷이 봄부터 여름까지 산란을 한다고 보고하였다(Hanekom and Baird 1992). 따라서, 우리나라 서해안의 보령 해역에 서식하는 쪽(*U. major*)은 두홍갑장 25 mm 이상, 홍성해역의 가시이마쪽은 두홍갑장 18 mm 이상 성장하였을 때 번식에 참여하며, 수정된 알을 보육하는 시기는 쪽이 겨울부터 봄, 가시이마쪽은 여름부터 초가을로 두 종의 번식 시기가 구별된다.

종합하면, 이 연구는 조직학적 방법을 이용한 국내에서

식하는 쪽류의 번식 주기를 구명한 연구로 쪽류의 번식생태 및 생활사에 대한 중요한 기초자료로 활용될 것으로 기대된다. 또한, 바지락 양식 생산성을 저해하는 쪽의 구제 방안 도출을 위한 기초자료로 활용될 것으로 기대된다.

적 요

이 연구에서는 우리나라 서해안에 서식하는 쪽(*U. major*)과 가시이마쪽(*A. wuhsienweni*) 암컷의 연중 번식 주기를 조직학적 방법을 이용하여 조사하였다. 채집된 시료는 연령에 따른 성숙 및 번식생태 차이가 있는지 알아보기 위해 두홍갑장(carapace length, CL)을 기준으로 성체와 어린 개체로 구분하여 분석하였다. 두홍갑장 25 mm 미만의 어린 쪽(*U. major*)의 경우에는 생식소 발달단계가 대부분 연중으로 초기발달기(62~100%)와 후기발달기(10~38%)로 관찰되어 번식에 참여하지 않는 것으로 확인된 반면, 두홍갑장 25 mm 이상의 성체 쪽의 경우에는 뚜렷한 계절적 변화 패턴이 관찰되었다. 성체 쪽의 생식소 발달 단계는 11월에서 이듬해 3월까지 초기발달기와 후기발달기가 관찰되고, 완숙기의 성숙난은 4월부터 10월까지 관찰되었다. 두홍갑장 15 mm 이상 가시이마쪽 성체의 경우에는 생식소 내 완숙된 성숙난이 연중 관찰되었으며, 완숙기는 1월부터 6월까지로 관찰되었다. 반면, 두홍갑장 15 mm 이하 어린 가시이마쪽의 경우에는 연중 미성숙 상태를 유지하였다. 우리나라에 서식하는 두 종의 쪽류는 암컷 성체의 생식소 성숙기간이 다른 것으로 조사되었으며, 또한 외포란 시기도 쪽은 월에서 4월, 가시이마쪽은 6월에서 9월로 전혀 다른 성 성숙 주기를 지닌 것으로 확인되었다. 이 연구는 조직학적 방법을 이용한 국내 서식 쪽류의 번식 주기를 최초로 구명한 연구로 쪽류의 생리생태를 이해하는데 중요한 기초자료로 활용될 것으로 기대되며, 패류 양식장 내 쪽류의 구제 방안 도출을 위한 기초자료로 활용될 것으로 기대된다.

CRedit authorship contribution statement

HM Ahn: Investigation, Formal analysis, Writing-Original draft. HS Kang: Formal analysis, Writing-Review & editing. JH Song: Conceptualization, Methodology, Formal analysis. JK Cho: Writing-Review & editing. UK Hwang: Writing-Review & editing. HD Jeung: Conceptualization,

Methodology, Formal analysis, Writing-Review & editing, Supervision.

Declaration of Competing Interest

The authors declare no conflicts of interest.

사 사

이 연구는 2023년도 국립수산물품질관리원 수산시험연구소 “서해안 갯벌 패류양식 안정화 및 품종 다양화 기술 연구(R2023027)”의 지원으로 수행된 연구입니다. 이 논문을 심사해 주신 심사위원 분들께 깊은 감사의 인사를 드리며, 연구사업이 잘 진행되도록 협조해주신 충남 보령시 주교 어촌계와 홍성군 남당 어촌계 관계자 여러분께 감사의 인사를 드립니다.

REFERENCES

- DeFrancesco J and K Murray. 2010. Pest Management Strategic Plan for Bivalves in Oregon and Washington. Integrated Plant protection Center, Oregon State University. Corvallis, Oregon.
- Dumbauld BR, S Booth, D Cheney, A Suhrbier and H Beltran. 2006. An integrated pest management program for burrowing shrimp control in oyster aquaculture. *Aquaculture* 261:976-992. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.08.030>
- Hanekom N and D Baird. 1992. Growth, production and consumption of the thalassinid prawn *Upogebia africana* (Ortmann) in the Swartkops estuary. *South Afr. J. Zool.* 27:130-139. <https://doi.org/10.1080/02541858.1992.11448273>
- Hong JS. 2013. Biology of the Mud shrimp *Upogebia major* (de Hann, 1841), with particular reference to pest management for shrimp control in Manila clam bed in the west coast of Korea. *Ocean Polar Res.* 35:323-349. <https://doi.org/10.4217/OPR.2013.35.4.323>
- Hong JS. 2014. First finding of the mud shrimp *Upogebia yokoyai* Makarov, 1938 (Crustacea: Decapoda: Upogebiidae) in Korean waters. *Ocean Polar Res.* 36:235-246. <https://doi.org/10.4217/OPR.2014.36.3.235>
- Hong JS and CL Lee. 2014. First record of the thalassinid *Upogebia issaeffi* (Balss, 1913) (Crustacea: Decapoda: Upogebiidae) in Korean waters. *Ocean Sci. J.* 49:73-82. <https://doi.org/10.1007/s12601-014-0008-7>
- Hornig S, A Sterling and SD Smith. 1989. Species Profiles: Life Histories and Environmental Requirements of Coastal Fishes and Invertebrate (Pacific Northwest): Ghost Shrimp and Blue Mud Shrimp. U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report 82 (11.93). TR EL-82-4. U.S. Army Corps of Engineers. Vicksburg, Mississippi.
- Kang BJ, T Nanri, JM Lee, H Saito, CH Han, M Hatakeyama and M Saigusa. 2008. Vitellogenesis in both sexes of gonochoristic mud shrimp, *Upogebia major* (Crustacea): Analyses of vitellogenin gene expression and vitellogene processing. *Comp. Biochem. Physiol. B-Biochem. Mol. Biol.* 149:589-598. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2007.12.003>
- Kevrekidis T, N Gouvis and A Koukourous. 1997. Population dynamics, reproduction and growth of *Upogebia pusilla* (Decapoda, Thalassinidea) in the Evros Delta (North Aegean Sea). *Crustaceana* 70:799-812.
- Kim HS. 1973. Illustrated Encyclopedia of Fauna and Flora of Korea. Vol. 14. Anomura: Brachyura. Ministry of Education. Seoul, Korea.
- Kinoshita K. 2002. Burrow structure of the mud shrimp *Upogebia major* (Decapoda: Thalassinidae: Upogebiidae). *J. Crustac. Biol.* 22:474-480. <https://doi.org/10.1163/20021975-99990255>
- Kinoshita K, S Nakayama and T Furota. 2003. Life cycle characteristics of the deep-burrowing mud shrimp *Upogebia major* (Thalassinidae: Upogebiidae) on a tidal flat along the northern coast of Tokyo Bay. *J. Crustac. Biol.* 23:318-327. <https://doi.org/10.1163/20021975-99990342>
- Kinoshita K, M Wada, K Kogure and T Furota. 2008. Microbial activity and accumulation of organic matter in the burrow of the mud shrimp, *Upogebia major* (Crustacea: Thalassinidae). *Mar. Biol.* 153:277-283. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0802-1>
- Kinoshita K. 2022. Life history characteristics and burrow structure of the mud shrimp (Decapoda: Upogebiidae). *Plankton Benthos Res.* 17:327-337. <https://doi.org/10.3800/pbr.17.327>
- KHOA. 2015. Ocean Data in Grid Framework. Korea Hydrographic and Oceanographic Agency. Busan, Korea. <https://www.khoa.go.kr/oceangrid>. Accessed September 14, 2023.
- Lee KH, JH Song, HM Ahn and HS Ko. 2014. First report of mud shrimp *Austinogebia wusienweni* (Crustacea: Decapoda: Upogebiidae) from Korean waters. *Anim. Syst. Evol. Divers.* 30:334-338. <https://doi.org/10.5635/ASED.2014.30.4.334>
- Lee GH, SJ Chang, SK Cho and JH Song. 2019. Growth characteristics of Manila clam (*Tapes philippinarum*) grown in boxes to block mud shrimp (*Upogebia major*). *J. Korean Soc. Fish. Ocean Technol.* 55:310-319. <https://doi.org/10.3796/KSFOT.2019.55.4.310>
- NFRDI. 2012. Studies on the control of mud shrimps in Manila clam aquaculture in tidal flat (12-AQ-58). pp. 1-23. In: 1/2 Technical Report of National Fisheries Research & Development Institute. National Fisheries Research and Development

- Institute. Busan, Korea.
- NFRDI. 2013. Studies on the control of mud shrimps in Manila-clam aquaculture in tidal flat (13-AQ-58). pp. 403–422. In: 1/2 Technical Report of National Fisheries Research & Development Institute. National Fisheries Research and Development Institute. Busan, Korea.
- NFRDI. 2014. Development of the best management strategies for Manila clam aquaculture in tidal flat (14-AQ-58). pp. 145–164. In: 1/2 Technical Report of National Fisheries Research & Development Institute. National Fisheries Research and Development Institute. Busan, Korea.
- NIFS. 2021. Development of stabilizing and diversification technology of shellfish aquaculture in tidal flats of west coast of Korea. pp. 71–98. In: 1/2 Technical Report of National Institute of Fisheries Science. National Institute of Fisheries Science. Busan, Korea.
- Perdichizzi A, L Pirrera, V Micale, U Muglia and P Rinelli. 2012. A histological study of ovarian development in the giant red shrimp *Aristaeomorpha foliacea* (Crustacea: Decapoda: Aristeidae) from the southern Tyrrhenian Sea (Western Mediterranean). *Sci. World J.* 2012:289608. <https://doi.org/10.1100/2012/289608>
- Rowden AA and MB Jones. 1993. Critical evaluation of sediment turnover estimates for Callinassidae (Decapoda: Thallassinidea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 173:265–272. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(93\)90057-U](https://doi.org/10.1016/0022-0981(93)90057-U)
- Selin NI. 2017. The population dynamics and growth of the mud shrimp *Upogebia major* (De Haan, 1841) (Crustacea: Decapoda) from Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Russ. J. Mar. Biol.* 43:270–275. <https://doi.org/10.1134/S1063074017040101>
- Song JH. 2017. Development of The Best Management Strategies for Manila Clam Aquaculture in Tidal Flat. Report of National Institute of Fisheries Science. Tidal Flat Research Institute, National Institute of Fisheries Science. Busan, Korea. <https://doi.org/10.23000/TRKO201700007480>
- Song JH, HM Ahn, HD Jeung, SO Chung and HW Kang. 2019. Growth of two mud shrimps (*Upogebia major* and *Austinogebia wuhsienweni*) settled in Boryeong and Hongseong tidal flat. *Korean J. Environ. Biol.* 37:217–227. <https://doi.org/10.11626/KJEB.2019.37.2.217>
- Souza TL, AA Braga, LS López-Greco and ET Nunes. 2018. Functional morphology of the male reproductive system in *Callinectes major* (Crustacea: Decapoda: Axiidea): Evidence of oocytes in the gonad. *Acta Zool.* 99:32–41. <https://doi.org/10.1111/azo.12189>
- Yu OH. 2011. Study of population recruitment of the mud shrimp (*Upogebia major*) after mass mortality. pp. 385–389. In: Proceedings of 2011 Korea Ocean Science and Technology Council Joint Conference. Busan, Korea.